



Universidade Federal Rural de Pernambuco-UFRPE

Unidade Acadêmica de Serra Talhada -UAST

Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal



Nielson Dinivan da Silva Brito

**ESTRATÉGIAS DE SEGURANÇA HIDRÁULICA E CARACTERÍSTICAS
ANATÔMICAS DE PLANTAS LENHOSAS DA CAATINGA EM RESPOSTA
À SAZONALIDADE CLIMÁTICA**

Serra Talhada-PE,

Fevereiro de 2021

Nielson Dinivan da Silva Brito

**ESTRATÉGIAS DE SEGURANÇA HIDRÁULICA E CARACTERÍSTICAS
ANATÔMICAS DE PLANTAS LENHOSAS DA CAATINGA EM RESPOSTA
À SAZONALIDADE CLIMÁTICA**

Dissertação de Mestrado em Produção
Vegetal, da Universidade Federal Rural de
Pernambuco (UFRPE) – Unidade
Acadêmica de Serra Talhada (UAST), sob
orientação do professor: Prof. Dr. André
Luiz Alves de Lima.
Co-orientador: Prof. Dr. Eduardo Soares de
Souza

Serra Talhada-PE,

Fevereiro de 2021

NIELSON DINIVAN DA SILVA BRIO

**ESTRATÉGIAS DE SEGURANÇA HIDRÁULICA E CARACTERÍSTICAS
ANATÔMICAS DE PLANTAS LENHOSAS DA CAATINGA EM RESPOSTA
À SAZONALIDADE CLIMÁTICA**

Orientador (a): _____

Dr. André Luiz Alves de Lima

Dissertação submetida à apreciação pela banca examinadora

TITULARES:

Dr.^a Arlete Aparecida Soares

Dr. Clébio Pereira Ferreira

Dr.^a Kelem Silva Fonseca

SUPLENTE

Dr. Eduardo Soares de Souza

Serra Talhada – PE

Fevereiro 2021

DEDICO

Dedico esse trabalho a minha
mãe Luiza e meu pai Heleno e minha
esposa Janaide.

OFEREÇO

Especialmente ao meu orientador André Luiz Alves de Lima, bem como a todos do grupo de pesquisa, pois sem eles nada disso seria possível.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus pela saúde, paciência e forças para realizar minhas atividades.

Agradeço também a minha mãe Luiza e meu pai Heleno por todo o apoio. Especialmente a minha esposa Janaide, por estar ao meu lado e por todo o seu amor e companheirismo. Reservo esse espaço também para o meu obrigado a todos do grupo de pesquisa: Mirma, Jucicleia (Cleia), prof. Eduardo Soares de Souza, Rodolfo e Sara, que estiveram ao meu lado em todos os momentos me ajudando, além dos meus amigos João Paulo e Pedro, os quais me ajudaram em momentos difíceis da pesquisa. Agradeço também a “Seu Bonzinho”, por liberar a sua área de caatinga preservada da Fazenda Buenos Aires (Serra Talhada - PE) para realização desse trabalho.

Além disso, deixo aqui meu imenso obrigado ao meu orientador, o qual eu considero um amigo, Prof.: Dr. André Luiz Alves de Lima, pelos ensinamentos e orientações e por sempre estar disposto a ajudar, assim como o Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal (PGPV) junto a Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pela disponibilização de equipamento para pesquisa. Também agradeço a parceria junto Observatório Nacional da Dinâmica da Água e de Carbono no Bioma Caatinga (ONDACBC) pelos equipamentos e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa.

RESUMO

Plantas de florestas tropicais sazonalmente secas são susceptíveis à cavitação dos seus vasos, tanto em folhas quanto no lenho, tendo de suportar uma maior tensão na coluna de água e gerenciando um *trade-off* entre eficiência e segurança hidráulica, que se reflete na densidade de madeira e estrutura do xilema. Entretanto a inter-relação entre parâmetros biológicos e hidráulicos é complexo e pouco explorado, sendo essa correlação essencial para melhor compreender as estratégias de tolerância a seca. Objetivou-se com este trabalho testar a hipótese que plantas do semiárido apresentam diferentes mecanismos e estratégias de tolerância a seca em função da densidade de madeira. Foram analisadas características anatômicas, fenológicas e fisiológicas de quatro espécies lenhosas da caatinga, pertencentes a dois grupos funcionais, sendo duas de alta densidade de madeira (ADM) e duas de baixa densidade de madeira (BDM). O estudo foi desenvolvido em uma área de caatinga, semiárido do Brasil, onde foram coletados dados mensais, por um ano, da fenologia, potencial hídrico do xilema e condutância estomática. Além disso, amostras de folhas e galhos foram realizadas para análise da estrutura anatômica. Foi utilizado o *software R*, na plataforma do *RStudio* v 1.1.46 – 2009-2018 e *SigmaPlot* versão 14, para análise estatística e produção de gráficos. Assim como previsto, a densidade da madeira juntamente à fenologia, anatomia e fisiologia foi determinante para se compreender as estratégias de eficiência e segurança hidráulica. As espécies BDM apresentaram uma estratégia preventiva, enquanto as espécies ADM foram mais tolerantes à seca. Como forma preventiva, as espécies BDM perderam as folhas antes de iniciar a estação seca, apresentaram condutividade hidráulica potencial 66,78% maior que espécies ADM, bem como maior densidade estomática (24,81%). Entretanto, espécies BDM foram 54,18% mais vulneráveis a falhas hidráulicas do que espécies ADM. As espécies ADM apresentaram folhas anatomicamente mais resistentes, com presença de fibras gelatinosas junto a uma bainha esclerenquimática circundante a nervura central, não sendo observado em espécies BDM. Estes dados indicam que espécies ADM possuem uma maior tolerância a seca por possuir uma arquitetura hidráulica mais resistente. Por outro lado, as espécies BDM usam de estratégias preventivas, mantendo seu potencial hídrico elevado para evitar o colapso do sistema hidráulico durante o período seco. Com base nesses resultados, a inter-relação de fatores biológicos e hidráulicos determinam o desempenho da planta à seca em função do grupo funcional, demonstrando que grupos funcionais distintos podem apresentar estratégias diferentes em função da seca.

Palavras-chave: Anatomia vegetal, condutância estomática, densidade da madeira, fenologia, grupos funcionais, potencial hídrico, semiárido.

ABSTRACT

Seasonally dry tropical forest plants are susceptible to the cavitation of their pots, both in leaves and in the wood, having a greater tension in the water column and managing a *trade-off* between efficiency and hydraulic safety, which is reflected in the density of wood and structure of the xylem. However, the interrelationship between biological and hydraulic parameters is complex and little explored, and this correlation is essential for the best comprehension of drought tolerance. The objective of this work was to test the hypothesis that plants in the semiarid region have different mechanisms and tolerance to drought as a function of wood density. The anatomical, phenological and physiological characteristics of four woody species from the caatinga were analyzed, belonging to two groups, two with high wood density (HWD) and two with low wood density (LWD). The study was carried out in a caatinga area, semiarid region of Brazil, where monthly data were collected, for one year, on phenology, xylem water potential and stomatal conductance. In addition, the leaves and branches were performed to analyze the anatomical structure. The *R* software was used on the *RStudio* v 1.1.46 - 2009-2018 and *SigmaPlot* version 14 platform, for statistical analysis and graphics production. As expected, the density of the wood along with the phenology, anatomy and physiology was crucial to understand the goals of efficiency and hydraulic safety. LWD species class a preventive strategy, while HWD species were more tolerant to drought. As a preventive way, as BDM species lost as leaves before starting the dry season, potential hydraulic conductivity dissipation 66.78% higher than HWD species, as well as higher stomatal density (24.81%). However, LWD species were 54.18% more vulnerable to hydraulic failures than HWD species. The HWD species anatomically more resistant leaves, with the presence of gelatinous fibers next to a sclerenchyma sheath specific to a central rib, not being observed in LWD species. These data indicate that HWD species have a greater tolerance to drought because they have a more resistant hydraulic architecture. On the other hand, as LWD species use preventive strategies, maintaining their high water potential to prevent the collapse of the hydraulic system during the dry period. Based on the results, an interrelation of biological and hydraulic factors determines the plant's drought performance as a function of the functional group, demonstrating that adaptive groups may differ depending on the drought.

Keywords: Functional groups, phenology, plant anatomy, semiarid, stomatal conductance, water potential, wood density.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. SEGURANÇA E EFICIÊNCIA HIDRÁULICA.....	3
3. HIPÓTESE	10
4. OBJETIVOS.....	10
4.1. OBJETIVO GERAL	10
4.2. OBJETIVO ESPECÍFICO	10
5. MATERIAL E MÉTODOS	10
8. DISCUSSÃO.....	2
9. CONCLUSÕES.....	5
10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	5

1. INTRODUÇÃO

Plantas de florestas sazonalmente secas, gerenciam um *trade-off* entre eficiência e segurança hidráulica (JANSSEN et al., 2020), pois durante a seca sazonal, são susceptíveis a cavitação dos seus vasos, tanto em folhas como no lenho devido à maior tensão na coluna de água gerada pelo estresse hídrico. O déficit hídrico favorece a expansão de pequenas bolhas de gás, limitando o fluxo da água através dos vasos do xilema causando a embolia do vaso (HACKE; SPERRY, 2001). Quando a tensão é muito forte, os vasos condutores podem não suportar e ocorrer o colapso do sistema hidráulico (SCOFFONI et al., 2017). Além do complexo *trade-off* entre a segurança e eficiência hidráulica, características fenológicas, fisiológicas e morfoanatômicas, indicam estar diretamente relacionadas à dinâmica da água na planta, atuando de forma integrada (Fu et al., 2012; De Souza et al., 2015). No entanto, as inter-relações entre os mecanismos que configuram as estratégias de resistência a seca em ambientes sazonalmente secos, como em regiões semiáridas, são pouco explorados e ainda não estão esclarecidas (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016; GLEASON et al., 2016; SOUZA et al., 2020).

Com a previsão de aumento da temperatura média global, regiões semiáridas, como a caatinga brasileira, estão susceptíveis a variações em seu ciclo sazonal hidrológico, podendo aumentar os níveis de estresse hídrico nas comunidades vegetais (GREENWOOD et al., 2017). Nesses ambientes encontram-se espécies lenhosas com sistemas condutores hidráulicamente frágeis e resistentes, coexistindo e submetidas as mesmas condições de seca (LIMA et al., 2018). O sistema hidráulico de espécies de baixa densidade de madeira (BDM), além de serem mecanicamente menos resistentes, e susceptíveis a cavitação, apresentem uma maior vulnerabilidade seca, enquanto que, plantas de alta densidade de madeira (ADM) são menos susceptíveis a falha hidráulica (SCHUMANN; LEUSCHNER; SCHULDT, 2019). Entretanto o fato da coexistência dessas plantas em ambientes sazonalmente secos sugere uma provável influência de outras características biológicas, como a dinâmica fenológica, fisiológica e morfoanatômica que favoreçam a resistência da planta à seca.

A relação entre fenologia e características da madeira também é um bom exemplo na predição de estratégias de desempenho hidráulico da planta (GLEASON et al., 2016). A exemplo disso, espécies decíduas BDM que perdem suas folhas durante a seca, o qual diminui a perda de água por transpiração e favorece a manutenção de um elevado potencial hídrico do xilema (SOUZA et al., 2020). Entretanto, espécies decíduas ADM

podem apresentar um P50 (perda de 50% da condutividade hidráulica) negativo semelhante à espécies sempre-verdes, indicando que apesar das duas espécies de BDM e ADM serem decíduas, comportamento aos eventos sazonais de seca é diferente (SOUZA et al., 2020).

As características e estratégias de plantas lenhosas do semiárido na manutenção do potencial hídrico, também é influenciada pela cinética da regulação estomática, a qual pode ser variável dentro de um espectro de densidades da madeira (HOFFMANN et al., 2011). Espécies BDM, tem uma condutância estomática menos sensível as variações de potencial hídrico e mantem seu potencial hídrico elevado, o que dá indicativo de serem mais isohídricas (FU et al., 2019). Ao contrário de espécies ADM que indicam ser mais anisohídricas (FU et al., 2019; HOFFMANN et al., 2011; MEINZER et al., 2016). Essa relação tem impacto direto no desempenho fisiológico da planta em condições de seca, pois a regulação da abertura estomática é um fator limitante na assimilação do carbono atmosférico, além ser um dos fatores essenciais na dinâmica do fluxo da água (REICH, 2014).

O entendimento das estratégias de resistência a seca de plantas lenhosas em relação a diferença de potencial hídrico entre *predawn* (ante do amanhecer) e *Midday* (a ao meio dia), implica no indicativo de diferentes estratégias no uso da água, assim como na sua segurança hidráulica, podendo também ser usado para predição de comportamento anisohídrico ou isohídrico (NOLAN et al., 2017). As espécies BDM, apresentam potencial hídrico relativamente elevado durante a estação seca, em comparação a espécies ADM, o que minimiza a tensão xilemática e consequentemente evita a embolia dos vasos (FU et al., 2019).

Características morfoanatômicas do lenho e de folhas de espécies lenhosas do semiárido também apresentam diferentes propriedades de resistência a seca (Somavilla et al., 2014; Fu et al., 2019). A anatomia dos vasos do xilema da madeira é um forte indicativo do seu desempenho hidráulico à seca, como visto em plantas BDM (BEECKMAN, 2016), que geralmente apresentam vasos largos com uma alta eficiência hidráulica, entretanto, com baixa segurança hidráulica, aumentando sua vulnerabilidade à seca (SCHUMANN; LEUSCHNER; SCHULDT, 2019). Além disso, a anatomia da madeira plantas de regiões áridas e semiáridas apresentam traços anatômicos xeromórficos como a esclerofilia de tecidos (DE MICCO; ARONNE, 2012). A esclerofilia reforça tecidos como, por exemplo, parede celular, epidermes e esclereides,

aumentando a resistência ao colapso celular causado pela dissecação (DE MICCO et al., 2016). As folhas de espécies ADM são, na maioria dos casos, mecanicamente mais resistentes, a qual é também um importante traço na predição de estratégias de resistência a seca, pois pode fornecer uma maior longevidade foliar e favorecer a manutenção do desempenho da planta sob estresse hídrico (Redha et al., 2011; Ramírez and Cavender, 2017).

Diante do exposto, com a estimativa de aumento na temperatura global e alterações nas dinâmicas sazonais das chuvas, acredita-se que o estudo de estratégias à seca, integrando aspectos anatômicos do xilema e densidade da madeira, juntamente à fisiologia e fenologia das plantas, permitirá entender de forma integrada as diferentes estratégias das plantas aos efeitos da seca (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016). Dessa forma, propõe-se como hipótese que as variações estratégicas de segurança hidráulica de grupos funcionais de espécies lenhosas da caatinga são resultadas das inter-relações entre a densidade da madeira, as características anatômicas, fisiológicas e fenológicas. Com base nesses estudos espera-se que espécies BDM apresentem estratégias que as ajuda a evitar a seca, quanto que espécies ADM suportem melhor ao período seco. Este estudo analisou características fenológicas, estruturais e fisiológicas, incluindo a arquitetura anatômica dos vasos condutores de galhos e folhas, para compreender as estratégias de tolerância a seca de plantas lenhosas em ambiente semiárido.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. SEGURANÇA E EFICIÊNCIA HIDRÁULICA

De acordo com a teoria da tensão-coesão, a transpiração é um dos mecanismos responsáveis por exercer a força de tensão que faz com que a água seja levada das raízes até as folhas. Para que isso aconteça, a planta precisa de um sistema de condutor de água resistente que suporte a tensão aplicada na coluna de água sem colapsar (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008). Porém, o sistema hidráulico das plantas vasculares varia na forma, arranjos e número de suas células como, por exemplo, densidade de elementos traqueais, diâmetro dos vasos e largura de raios (PIVA; MACHADO; SCREMIN-DIAS, 2019; SCHUMANN; LEUSCHNER; SCHULDT, 2019).

Essa amplitude na variação anatômica do lenho, pode influenciar na vulnerabilidade do sistema condutor da planta, pois de acordo com Carquist (1997), a vascularização das plantas está sujeita a tensões derivadas de pressões negativas. Assim a tolerância a essa tensão depende do quão vulnerável o sistema vascular se apresenta. A vulnerabilidade do xilema, dependente geometricamente diâmetro e número de vasos, entretanto a anatomia da membrana nas pontoações tem importante função de proteção aos efeitos da cavitação, evitando que a bolha de ar do vaso embolize o vaso vizinho (JANSEN; CHOAT; PLETTERS, 2009). Além disso, em ambientes secos, os elementos de vasos podem apresentar pontoações guarnecidas por granulações que auxiliam na regulação da pressão osmótica e difusão da água, tornando o elemento de vaso mais resistente a cavitação (LIMA; DE OLIVEIRA; RODRIGUES, 2009). Segundo Carlquist (1997) os vasos menores e numerosos e mais estreitos suportam maiores tensões, garantindo a segurança hidráulica do ducto, por outro lado, vasos maiores e mais largos são mais susceptíveis à cavitação. Segundo a lei de Hagen-Poiseuille (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008; GLEASON et al., 2016), a eficiência do transporte de água decai com a tolerância imposta pela diminuição do diâmetro do vaso condutor.

De acordo com Jacobsen et al. (2008) vasos com maiores diâmetros de lúmen permitem maiores vazões de água, conseqüentemente, a resistência ao deslocamento da água é menor, em contrapartida a vulnerabilidade do sistema aumenta deixando o sistema susceptível à cavitação. Com base nestas afirmações, diversos trabalhos que buscaram entender os padrões de desempenho hidráulico de plantas em razão do estresse hídrico em todo o mundo (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016; HUNT; RUNNING; FEDERER, 1991; MENCUCCINI et al., 2019) e mostraram que as propriedades hidráulicas têm relação com a expectativa de sobrevivência de espécies lenhosas diante as mudanças climáticas (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016). Entretanto, essas relações são complexas e geralmente relacionadas a outros fatores biológicos, como pragas, herbívoros e patógenos e não apenas a fatores abióticos (BERTOLLI; SOUZA; SOUZA, 2015; CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016; POORTER et al., 2019).

Em ambientes tropicais sazonalmente secos, pode-se encontrar grupos funcionais classificados pela densidade de madeira e deciduidade (OLIVEIRA et al., 2015). Entre os grupos de espécies no espectro da densidade da madeira, estratégias de tolerância a seca, tais como, resistência a falha hidráulica e armazenamento de água, sugere que propriedades da madeira têm influência na sobrevivência da planta, uma vez que o arranjo celular influencia no gerenciamento da água na planta, atuando no armazenamento de

água ou na manutenção do fluxo hídrico (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016; GLEASON et al., 2016; GREENWOOD et al., 2017). Características fenológicas e da madeira podem atuar em conjunto e gerar diferentes respostas a falta de água e manutenção do *status* hídrico (DE SOUZA et al., 2015; OLIVEIRA et al., 2014; VIEIRA; LISI, 2019).

Características bio-hidráulicas de plantas vasculares, influenciam na resistência ao movimento da água na planta (Brodribb 2009). Esse movimento, depende da forma do vaso condutor que pode variar em diâmetro e altura (Hölttä 2009). Entretanto, a transpiração, mediada pela regulação da abertura estomática, é outro fator importante na dinâmica do fluxo da água em resposta às condições hídricas (SOUZA et al., 2020). O comportamento isohídrico, é frequentemente associado a plantas sensíveis a seca, as quais fecham seus estômatos para manter o potencial hídrico relativamente constante ao longo do dia (Zhang et al. 2020). Por outro lado, plantas anisohídricas mantêm os estômatos abertos por mais tempo, diminuindo seu potencial hídrico ao meio dia, em condições de seca, porém mantém uma alta taxa de assimilação de carbono.

A demanda conflitante entre segurança e eficiência hidráulica geralmente está associando a área de condução do xilema ativo e propriedades hidráulicas dos vasos condutores, tal como a capacitância do tecido condutor (Sperry, 2008). Posteriormente a isso, a condutividade hidráulica de plantas lenhosas de regiões de mangue, onde a sedimentação e compactação do solo dificulta a absorção de água pelas raízes o que leva ao aumento da tensão nos vasos, verificaram que o menor diâmetro dos vasos, assim como seu maior índice de agrupamento no xilema favorecem a segurança hidráulica (OKELLO et al., 2017). Consequentemente, esta condição de tolerância ao aumento da tensão no xilema sem perda de condutividade hidráulica, age como um fator de influência em parâmetros fisiológicos (LONGUI et al., 2018; SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008).

Ao avaliar a influência da arquitetura hidráulica em ramos de espécies lenhosas, Meinzer (2008), constatou que o declínio da capacitância (medida que determina a capacidade de energia elásticas do tecido vegetal) ocorre em função do aumento da densidade da madeira. Segundo Meinzer (2008) e Sperry (2008), a capacitância tem efeito direto na resistência hidráulica em plantas, além de sua capacidade de armazenamento de água, pois plantas com alta densidade de madeira, apesar de terem resistência a cavitação, tem baixa capacitância e menor capacidade de armazenamento de água, enquanto em

plantas de baixa densidade de madeira ocorre o inverso, apresentando uma maior capacitância e armazenamento de água. A arquitetura hidráulica interfere em diversos aspectos da planta, como a condutividade, armazenamento de água e capacitância, podendo a capacitância e desempenho hidráulico variar entre grupos de plantas, como Angiospermas e Gimnospermas, em função da arquitetura hidráulica de cada grupo (TYREE; EWERS, 1991).

Além dos aspectos mecânicos e hidráulicos do caule, a densidade da madeira também exerce influência no desempenho hidráulico e fisiológico da folha, pois ela está diretamente relacionada as trocas gasosas e consequentemente a fotossíntese (MEINZER et al., 2008). A condutividade específica foliar é um sistema que integra todo o caminho da água em um sistema solo, planta e atmosfera, o qual pode ser influenciado pela propriedade hidráulica da madeira (KÜPPERS, 1984). A eficiência da condutividade dos feixes vasculares da folha reflete como o sistema hidráulico da planta sustenta a capacidade de transporte de água diante da resistência mecânica dos vasos condutores, tanto em longas ou curtas distâncias (MEINZER et al., 2008). Neste sentido, o investimento foliar em favor da condutância e resistência mecânica dos feixes vasculares são parâmetros que indicam a tolerância da planta a ambientes estressantes (DIETRICH et al., 2018). Além disso, características bio-hidráulicas da folha como a morfologia do xilema, assim como a frequência de vasos por área, tem relação direta com a eficiência do fluxo de água e manutenção dos processos fisiológicos, os quais são essenciais na manutenção dos processos de fotossínteses e do *status* hídrico da folha (MEINZER et al., 2008).

Sabe-se que a menor condutância exige uma menor força de tensão na coluna de água e dessa forma resguarda a integridade do sistema condutor, entretanto, reduz a taxa fotossintética (GLEASON et al., 2016). Esse mecanismo ajuda a explicar o *trade-off* entre a segurança hidráulica e eficiência fotossintética, uma vez que esse processo está ligado a condutividade hidráulica e trocas gasosas (YANG et al., 2014). Por outro lado, a capacitância do sistema hidráulico foliar, determinada pela capacidade de energia elástica do vaso condutor, tanto nas folhas como no caule, distribui a energia de tensão aplicada nos vasos condutores, aliviando a tensão do conjunto de vasos (TYREE; EWERS, 1991). A condutividade hidráulica foliar, segundo Ramírez & Cavender (2017), é condicionada por características anatômicas, como por exemplo a estruturação do mesofilo. De acordo com Nadal et. al. (2018), além da arquitetura do conjunto celular do mesofilo, a espessura

da parede tem forte influência na condutância estomática, consequentemente também na captura do CO₂ atmosférico para a fotossíntese.

Espécies com alta densidade de madeira conseguem manter a capacidade de condução de água em condições de estresse hídrico (BERTOLLI; SOUZA; SOUZA, 2015; FU et al., 2019). Em razão disso, a condutividade hidráulica de plantas de alta densidade de madeira, sob estresse hídrico, geralmente apresentam maior resistência a cavitação, perdendo 50% da condutividade hidráulica (P_{50} ; MPa) em condições de pressão inferiores a -6 MPa, enquanto que em plantas de baixa densidade, os valores são mais elevados, sendo superiores a -4 MPa, configurando uma maior sensibilidade a restrição hídrica (MARKESTEIJN et al., 2011a)

2.2. ANATOMIA DE PLANTAS LENHOSAS, ESTRATÉGIAS E CARACTERÍSTICAS HIDRÁULICAS

Segundo Hacke & Sperry (2001), ao propor que a estrutura do ducto xilemático e a tolerância à cavitação são influenciados pela densidade de madeira, ressaltaram que essa relação entre a tolerância e cavitação também tem efeito na condutância estomática. Os arranjos anatômicos de espécies lenhosas são essenciais para a sobrevivência da planta, uma vez que do ponto de vista de eficiência hidráulica, traços anatômicos são frequentemente usados para determinar propriedades biofísicas que favoreça a eficiência do sistema de longa e curta distância (HACKE & SPERRY, 2001; SPEERY, 2008; DORIA, 2016). Em plantas de regiões semiáridas o arranjo anatômico é de grande ajuda para sua sobrevivência, pois há diversos relatos de estratégias em resposta à seca, como armazenamento de água, raízes profundas e sistema hidráulico resistente, sendo todos esses fatores associados as suas propriedades anatômicas (DÓRIA et al., 2016; GLEASON et al., 2016).

Apesar de regiões semiáridas, como a caatinga, ter períodos longos de restrição hídrica, nela encontram-se espécies com sistemas hidráulicos resistentes e frágeis e a partir disso, questionamentos sobre esse contraste entre sistemas hidráulicos sugerem que o conjunto de estratégias fisiológicas junto a arranjos anatômicos explicariam esse cenário (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016; GLEASON et al., 2016; GREENWOOD et al., 2017; ROSSATTO; KOLB, 2010; SOMAVILLA; KOLB; ROSSATTO, 2014). Porém ainda pouco se tem documentado sobre anatomia de plantas

da caatinga, entretanto esse tema tem ganhado mais evidência diante as mudanças climáticas (CROUS; MALAN; WINGFIELD, 2016). Diante disso, pesquisas sobre as funções hidráulicas dos tecidos vegetais podem ser caracterizadas como polifuncionais, pois além de atuar no transporte água, também atua na resistência mecânica da planta, como também tem influência nos processos fisiológicos (BEECKMAN, 2016). Além disso, características anatômicas da madeira são frequentemente utilizadas nos estudos bio-hidráulicos, a fim de determinar a capacitância, a condutividade e segurança do sistema vascular (SPERRY, 2008).

Segundo Zanne et al. (2014), em regiões frias as plantas lenhosas apresentaram vasos condutores de menor diâmetro, quando comparado com o diâmetro de vasos de plantas de clima tropical, sendo que o menor diâmetro desses vasos minimizam os efeitos da embolia por conta do congelamento. De acordo com Sperry (2008), vasos de menor diâmetro, apresentam uma menor eficiência na condutividade da água, por outro lado, o aumento frequência dos vasos condutores eleva a tolerância à embolia e mantém o fluxo de água, distribuindo de forma mais homogeneia a tensão da coluna de água. Essa configuração estratégica evolutiva de plantas de menor diâmetro em maior frequência, pode ser exemplificada pelos parâmetros de vulnerabilidade proposto por Carlquist (1977). Em plantas sob estresse hídrico, as curvas de vulnerabilidade baseada no P_{50} , segundo Nardini (2017), mostram que a diminuição do potencial hídrico, tem efeitos na condutividade do xilema e consequentemente em parâmetros fisiológicos como, diminuição do desempenho fotossintético pela limitação de carbono atmosférico e produção de radicais livres derivadas de espécies reativas de oxigênio (ERO's)

Estudos que tratam das interações ecológicas e da inter-relação entre os diferentes mecanismos morfofisiológicos em plantas de regiões semiáridas são restritos (BEECKMAN, 2016) quando comparados a trabalhos em florestas tropicais úmidas (CARVALHO et al., 2015; ONODA et al., 2017). Pesquisas abordando a relação de traços funcionais de plantas de ambientes sazonais especulam que as estratégias de tolerância à seca correspondem a atuação conjunta de características anatômicas, fisiológicas e fenológicas, e que essa interação favorece a coexistência de espécies contrastantes no mesmo ambiente (MARKESTEIJN et al., 2011a; CROUS; MALAN; DE SOUZA et al., 2015a; WINGFIELD, 2016; DÓRIA et al., 2016; GREENWOOD et al., 2017; POORTER et al., 2019; JANSSEN et al., 2020). Entretanto, as estratégias que ajudam a evitar os efeitos da seca não se restringem apenas às características da madeira, mas também a traços anatômicos foliares como o aumento na proporção de parênquima

paliádico, espessura e composição da cutícula, tipos de tricomas e propriedades hidráulicas do xilema foliar (REICH, 2014).

O escleromorfismo das folhas também pode ser considerado uma adaptação a seca, pois plantas que apresentam folhas com estruturas esclerificadas são mais resistentes, não sofrendo danos permanentes devido a desidratação, recuperando suas funções normais quando reidratadas (DE MICCO; ARONNE, 2012). Esse tipo foliar esclerificado geralmente é encontrado em ambientes áridos e semiáridos, os quais são associadas a espécies adaptadas a seca, podendo também apresentar fibras gelatinosas junto dessas estruturas (DE MICCO; ARONNE, 2012; PIVA et al., 2020). Segundo Piva et. al. (2019), as fibras gelatinosas são geralmente ricas em celulose e desprovidas de lignina, sendo constituídas de lamela média, parede celular primária e secundária com camadas lignificadas. Essas estruturas podem ser encontradas na região circundante ao floema da folha e tem a capacidade de acumular água, além de proporcionar uma maior resistência mecânica ao sistema condutor, além disso, fibras gelatinosas já foram evidências em plantas da caatinga que apresentam características xeromórficas (FISHER; BLANCO, 2014; PIVA et al., 2020; PIVA; MACHADO; SCREMIN-DIAS, 2019). Outro mecanismo de resistência das folhas é lignificação das paredes celulares, que tornam as folhas mais rígidas e mais longevas, além de suportarem melhor a recuperação da turgescência após o período de estresse hídrico, mantendo sua eficiência na captação do CO₂ atmosférico e consequentemente a capacidade fotossintética (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003).

Além de atributos anatômicos e fisiológicos, a fenologia de espécies do semiárido também pode ajudar a compreender os processos de tolerância aos eventos de seca, pois nestas regiões pode-se encontrar espécies sempre verdes e semi-decíduas, mantendo parte de suas folhas durante o ano todo (CARVALHO; BARBOSA, 1989; MARKESTEIJN et al., 2011a; SOUZA et al., 2020). Além disso, plantas sempre verdes apresentam folhas com baixa condutância estomática e baixa taxa fotossintética, diminuindo a tensão na coluna de água e assim evitando a embolia (GLEASON et al., 2016). Por outro lado, em plantas decíduas, a perda de folha em períodos de escassez hídrica diminui os processos de transpiração evitando que a planta perda água para o ambiente (JOHNSON et al., 2018).

3. HIPÓTESE

As variações estratégicas de segurança hidráulica de grupos funcionais de espécies lenhosas da caatinga são resultadas das inter-relações entre a densidade da madeira, as características anatômicas, fisiológicas e fenológicas.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GERAL

Avaliar as estratégias de segurança hidráulica em função das características anatômicas, fisiológicas e fenológicas de espécies lenhosas da Caatinga representantes de grupos funcionais de alta e baixa densidade de madeira.

4.2. OBJETIVO ESPECÍFICO

- Avaliar o comportamento sazonal do *status hídrico* de plantas de alta e baixa densidade de madeira;
- Analisar a relação da fenologia de plantas lenhosas com parâmetros fisiológicos e anatômicos;
- Quantificar as características anatômicas da folha e do caule e correlacioná-las com os parâmetros fisiológicos de condutância e potencial hídrico de espécies de alta e baixa densidade de madeira;

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Área de estudo

O trabalho de campo foi conduzido na Fazenda de Buenos Aires (07° 56'50"S e 38° 23'29"W), município de Serra Talhada, PE (7°58'20" Sul; 38°17'32" Oeste) situada no sertão do Pajeú. De acordo com Köppen-Geiger, o clima local é do tipo BSw^h (clima semiárido e quente com inverno seco) com precipitação pluvial média anual em torno 632 mm, concentrando o período mais chuvoso nos meses de janeiro a abril (HOLANDA, 2017). Os dados meteorológicos foram obtidos de uma estação micrometeorológica instalada na área de estudo (Figura 1).

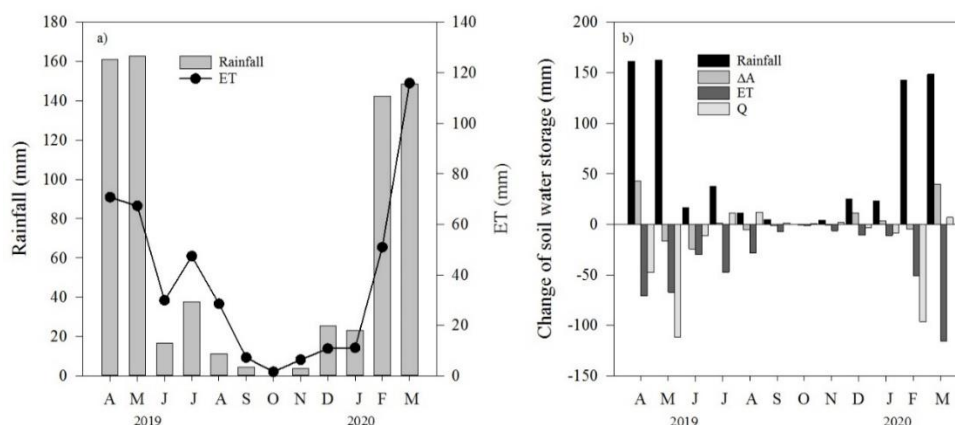


Figura 1 (a) Acumulado de chuvas e Evapotranspiração potencial de abril 2019 a março de 2020, (b) Balanço hídrico entre os meses de abril 2019 a março de 2020. Variação do armazenamento de água (0,45 cm de profundidade) (ΔW), Evapotranspiração (ET), fluxo de água do solo (Q). Dados coletados da torre micrometeorológica instalada na área de estudo. Precipitação acumulada de 519 mm entre os meses de abril 2019 a março de 2020.

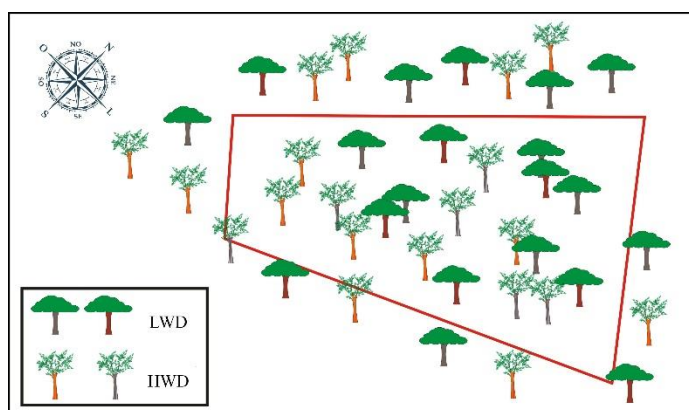


Figura 2 Croqui da disposição de espécies de baixa densidade de madeira (LMD) e alta densidade de madeira (HDM) na área de estudo. A linha vermelha delimita a área avaliada.

5.2. Material de estudo

Foram selecionadas quatro espécies, sendo duas de alta densidade de madeira (ADM) (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P. Lewis, *Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud., ambas Fabaceae) e duas de baixa densidade de madeira BDM (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett – Burseraceae, *Amburana cearensis* (Arr. Cam.) A.C. Smith - Fabaceae) (LIMA; RODAL, 2010). De cada espécie foram escolhidos cinco indivíduos adultos, sem a presença de lesões ou atividades patogênicas, totalizando vinte plantas, configurando em um fatorial 2x2x5. Os indivíduos das espécies escolhidas encontram-se dentro de uma área de aproximadamente 1.000 m² (Figura 2).

5.3. Fenologia

Foi realizado o acompanhamento mensal da fenologia das plantas durante doze meses, a partir de uma escala semiquantitativa com valores percentuais (0 à 100%) para avaliar a intensidade do evento fenológico de acordo com o método de intensidade de Fournier (FOURNIER, 1974). As fenofases determinadas foram o brotamento de folhas, queda foliar, floração e frutificação, além do percentual de folhas da copa (LIMA; RODAL, 2010).

5.4. Traços fisiológicos

5.4.1. Condutância estomática

Foram feitas medidas mensais de condutância estomática com um porômetro portátil (SC-1 *Leaf Porometer*). As leituras foram realizadas nos horários de baixo déficit de pressão de vapor (DPV), às 9 horas, e as três horas da tarde, quando o DPV é elevado (SILVA et al., 2003).

5.4.2. Potencial hídrico

As medidas mensais de potenciais hídricos do xilema foram realizadas em uma câmara de Scholander (Modelo M 1505D) nos períodos de *predawn* e *midday*, utilizando segmentos de ramos com cerca de 10 cm. Devido aos baixos valores de potencial hídrico durante a estação seca e da capacidade de pressão na bomba de Scholander, quando o potencial hídrico alcançou -6 MPa, a medida foi paralisada, subestimando o real valor (RITCHIE; HINCKLEY, 1975).

5.4.3. Teor de clorofila

Em razão dos efeitos da seca na degradação de clorofilas, foi medido o teor de clorofila mensalmente. O teor de clorofila foi estimado mensalmente através do clorofilômetro ClorofiLOG, modelo CFL 1030 (OSCAR; ROSSIELLO; RIBEIRO, 2012). A efeito de comparação, também foi feito a determinação do teor de clorofila em laboratório, no qual foi utilizado 0,2g de massa fresca de folhas de cada espécie, solubilizadas em acetona a 80% em tubos de ensaio contendo 5ml da solução. Os tubos contendo a solução foram armazenados por 72 horas em ambiente refrigerando, sendo o volume de 80% completado sempre que necessário, caso haja evaporação. As medidas de clorofilas foram realizadas em espectrofotômetro (*Biochrom Libra S60*) em comprimentos de onda 470, 645, 652 e 663 nm, os teores de clorofila foram determinados em mg g^{-1} (WELLBURN, 1994).

5.5. Área foliar específica e densidade da madeira

5.5.1. Área foliar específica

Para determinação da área foliar específica (AFE) ($AFE = \text{peso seco (g)} / \text{área foliar (mm}^2\text{)}$) foi coletada uma folha de cada indivíduo, contendo o pecíolo, e armazenada em sacos plásticos vedados, evitando a perda de turgescência e levadas ao laboratório, onde foram hidratadas (CORNELISSEN et al., 2003). Em seguida, as folhas foram digitalizadas em *scanner* de mesa para determinação da área foliar, usado o *software Lafore* (CORNELISSEN et al., 2003). Posteriormente as folhas foram secas a 45°C por 72 horas em estufa e pesadas em balança analítica para determinar a massa seca (CORNELISSEN et al., 2003; ALVES DE AZEREDO et al., 2018).

5.5.2. Densidade da madeira

Na avaliação da densidade da madeira, utilizou-se frações curtas do galho de aproximadamente 2 cm de comprimento e aproximadamente 0,5 cm de diâmetro. O volume foi obtido por gravimetria imergindo amostras saturadas por 48 horas em água destilada em uma proveta graduada, determinando o volume (PÉREZ; HARGUINDEGUY;; DÍAZ S, 2016). Para determinação do peso seco, as amostras foram secas em estufa (103°C) por 72 horas e pesadas em balança analítica. A densidade da madeira (DM) foi determinada pela razão entre peso seco e o volume da amostra (PÉREZ; HARGUINDEGUY;; DÍAZ S, 2016).

5.6. Anatomia de folha e madeira e densidade estomática

5.6.1. Coleta e emblocamento

Para as análises anatômicas foram coletadas folhas completamente expandidas do terceiro nó, livres de patógenos sem danos aparentes, sendo uma folha de cada indivíduo por espécie. Foram obtidas amostras da região mediana do limbo contendo a nervura central. Também foram coletadas amostras de galhos lenhosos com casca com 2 cm de comprimento e a aproximadamente 1cm de diâmetro, livre de lesões e patógenos aparentes. As amostras de folhas e ramos coletadas foram fixadas em FAA 50%, no momento da coleta, ficando na solução fixadora por 3 e 5 dias respectivamente (JOHANSEN, 1940). As amostras fixadas foram desidratadas em série etílica crescente (60%, 70%, 85% e 95%), seguido pelo processo de pré-infiltração e infiltração e polimerização da historesina, segundo as orientações do kit Historesina - hidroxietilmetacrilato, Leica, Heidelberg (MEIRA; MARTINS, 2003).

5.6.2. Produção de lâminas para microscopia

Utilizando um micrótomo semiautomático (CUT-5062) foram feitas secções transversais de 5 µm de espessura em amostras foliares e secções transversais e longitudinais radiais em amostras de galho. Foram produzidas lâminas permanentes montadas com Entellan® (HASKINS, 1982; JOHANSEN, 1940), sendo utilizado o corante metacromático Azul de toluidina para visualização de estruturas celulósicas (azul), mucilagens e pectinas (roxo) e ligninas e compostos fenólicos não estruturais (verde) (MEIRA; MARTINS, 2003). Por conta do metacromatismo do azul de toluidina, também foram produzidas lâminas coradas com floroglucina ácida, para observação específica de estruturas lignificadas (JOHANSEN, 1940). Para a observação da cutícula foi feita a coloração com Sudan IV (JOHANSEN, 1940).

5.6.3. Impressão epidérmica e densidade estomática

Para a densidade estomática foi realizado a impressão em éster de cianoacrilato (cola instantânea) das faces abaxiais e adaxiais, o qual se pressiona-se a face das folhas contra lâmina de microscopia com cola instantânea por aproximadamente 10 segundos, imprimindo as características epidérmicas na folha na lâmina (SEGATTO et al., 2004). A densidade estomática (SD) foi obtida pela razão entre número de estômatos por unidade de área ($SD = n^{\circ} \text{ de estômatos} / \text{área (mm}^2\text{)}$).

5.7. Produção e análise de imagens

As análises laboratoriais foram feitas no Laboratório de microscopia do Programa De Pós-Graduação em Produção Vegetal (PGPV) da Universidade Federal Rural de Pernambuco – Unidade Acadêmica de Serra Talhada. Foi utilizado um microscópio óptico (LX 500) acoplado a uma câmera digital, no qual foram registradas as imagens digitais (2592x1944px - 96dpi – 24bits). Todas as imagens foram analisadas no software *Image-pro Plus 4.5.0.29* (DANUSER, 1999).

5.8. Vulnerabilidade e condutividade hidráulica

O índice de vulnerabilidade foliar e do ramo (V) (1), tal como a condutividade hidráulica potencial (K_p) (2) do ramo, (CARLQUIST, 1977; LONGUI et al., 2018) foram obtidos, a partir do diâmetro médio do lúmen dos vasos (D), assim como a densidade de vasos por unidade de área (mm^{-2}) (D_v). De acordo com o índice de vulnerabilidade, resultados com valor próximo ou superior a 1 é considerado uma espécie vulnerável a

seca, valores mais próximos de zero indicam plantas mais resistentes aos efeitos da seca (CARLQUIST, 1977).

$$V = \frac{D}{Dv} \quad (1)$$

$$Kp = \left(\frac{\pi \rho_w}{128 \eta} \right) \times VD \times D_h^4 \quad (2)$$

Kp = Condutividade hidráulica potencial ($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$); ρ_w = densidade da água a 20°C ($998,2 \text{ kg m}^{-3}$); η = índice de viscosidade da água ($1,002 \times 10^{-6} \text{ MPa s}^{-1}$, a 20°C); VD = densidade de vasos (células de vasos / m^{-2}) e D_h (3) = diâmetro hidráulico do vaso (m)

$$D_h = \left[\left(\frac{1}{n} \right) \sum_{i=1}^n d^4 \right]^{\frac{1}{4}} \quad (3)$$

n = número de vasos; d = diâmetro médio dos vasos

6. ANÁLISE DE DADOS

O delineamento inteiramente casualizado (DIC) foi adotado para análise estatística, pois assumiu-se que as espécies selecionadas estão sob as mesmas condições ambientais e não foi aplicado nenhum tratamento externo. As correlações entre fenofases e variáveis climáticas de (chuvas, evapotranspiração, fotoperíodo e variação no armazenamento de água) foram executados por meio da correlação de *Spearman*, sendo utilizado o teste de *Kolmogorov-Smirnov* na confirmação dos desvios dos dados fenológicos para o uso da correlação não-paramétrica de *Spearman* (ROCHA et al., 2015). Os dados anatômicos e fisiológicos foram submetidos ao teste de normalidade e análise de variância (ANAVA), utilizando o teste *Tukey* com $p < 0,05$, para o teste de significância estatística. Os dados foram considerados homogêneos e normais. Para investigar a relação entre a condutividade hidráulica e densidade de madeira e densidade estomática, foi usado um modelo simples de regressão linear. Os dados foram analisados no *software R*, na plataforma do *RStudio* v 1.1.46 – 2009-2018. Para analisar as inter-relações entre a distribuição de grupos funcionais de plantas de alta e baixa densidade foi feita uma análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatômicas e hidráulicas (FERREIRA; CAVALCANTI; NOGUEIRA, 2014). Os gráficos foram produzidos utilizando o *SigmaPlot* versão 14 e plataforma do *RStudio* v 1.1.46 – 2009-2018.

7. RESULTADOS

7.1. Fenologia, relações climáticas e fisiológicas

As espécies BDM e ADM apresentaram diferentes comportamentos fenológicos, em função das variáveis climáticas. As duas espécies BDM atingiram 100% de queda foliar, ficando totalmente sem folhas entre os meses de agosto a novembro de 2019, enquanto que em plantas ADM a máxima queda foliar ocorreu entre os meses setembro a novembro de 2019 (Figura 3). A queda foliar máxima das espécies BDM ocorreu antes do período mais seco do ano (setembro, outubro e novembro) (Figura 1 e 3). A floração das espécies BDM apresentou correlação negativa com a precipitação, umidade relativa e evapotranspiração, produzindo flores ainda no período seco, já as espécies ADM somente floraram com o início das chuvas (Figura 3; Tabela 1).

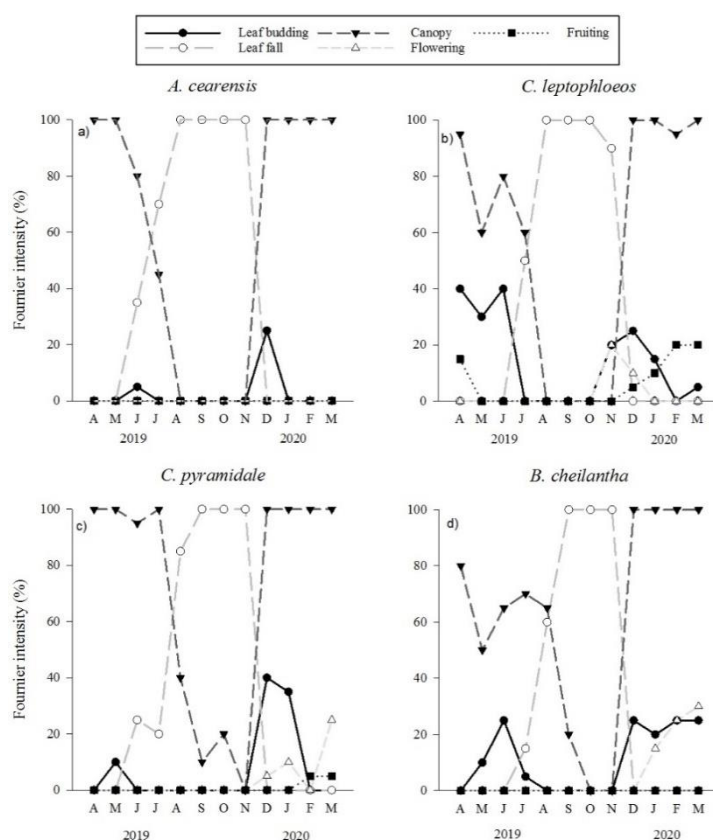


Figura 3 – Fenologia de espécies quatro lenhosas da Caatinga, semiárido do Brasil, durante o período de abril de 2019 a março de 2020, com base no método de intensidade de Fournier (1974), em uma área de vegetação de Caatinga, na Fazenda de Buenos Aires, município de Serra Talhada, PE.

Tabela 1 Correlação de *Spearman* entre fenofases e variáveis meteorológicas, durante abril 2019 a março 2020. Os valores em negrito representam valores significativos ($P < 0,05$). Δ = Variação de armazenamento de água no solo. Ausência de fenofase (-). Valores positivos próximos a 1 expressam uma correlação positiva, enquanto valores negativos próximos a -1 expressam uma correlação negativa.

Espécies		Brotamento	Queda Foliar	Copa	Floração	Frutificação
<i>Amburana cearensis</i>	Precipitação	-0,17	-0,88	0,92	-	-
	U. Relativa	-0,31	-0,76	0,81	-	-
	Fotoperíodo	0,23	-0,09	0,2	-	-
	Evapotranspiração	-0,25	-0,78	0,83	-	-
	Δ armz. de água	-0,14	-0,64	0,56	-	-
<i>Commiphora leptophloeos</i>	Precipitação	0,55	-0,84	0,81	-0,67	0,83
	U. Relativa	0,36	-0,72	0,69	-0,83	0,69
	Fotoperíodo	-0,12	-0,15	0,2	0,76	0,25
	Evapotranspiração	0,45	-0,74	0,71	-0,79	0,68
	Δ armz. de água	0,2	-0,71	0,75	0,16	0,78
<i>Bauhinia cheilantha</i>	Precipitação	0,72	-0,88	0,8	0,63	-
	U. Relativa	0,66	-0,8	0,73	0,59	-
	Fotoperíodo	0,05	-0,07	0,17	0,28	-
	Evapotranspiração	0,67	-0,8	0,73	0,58	-
	Δ armz. de água	0,22	-0,57	0,59	0,47	-
<i>Cenostigma pyramidale</i>	Precipitação	0,17	-0,83	0,95	0,3	0,65
	U. Relativa	-0,15	-0,66	0,82	0,13	0,72
	Fotoperíodo	0,6	-0,12	-0,16	0,66	-0,11
	Evapotranspiração	-0,1	-0,69	0,85	0,13	0,72
	Δ armz. de água	0,45	-0,53	0,43	0,79	0,25

Assim como na fenologia, as espécies BDM e ADM também divergiram na condutância estomática ao longo do ano. A condutância estomática das espécies BDM não apresentaram diferença estatística entre os horários do dia, no período de maior precipitação (fevereiro e março), enquanto que as ADM, nesta mesma época, diferiram (Figura 4). Durante o período seco (junho e julho), as espécies BDM mantiveram a condutância elevada, não diferindo entre os meses, com exceção de *C. leptophloeos* que apresentou diferença significativa na maioria dos meses (Figura 4). Em espécies ADM, a condutância estomática matutina foi 73,15% maior no período chuvoso em relação a estação seca, além de apresentarem diferença significativa de condutância entre os horários do dia, tanto no período de menor precipitação quanto no chuvoso (Figura 1 e

4). Esse comportamento foi mais evidente no início do período de maior precipitação (janeiro, fevereiro e março), especialmente em *B. cheilantha*, que apresentou valores cerca de três vezes maiores de manhã do que a tarde (Figura 1 e 4).

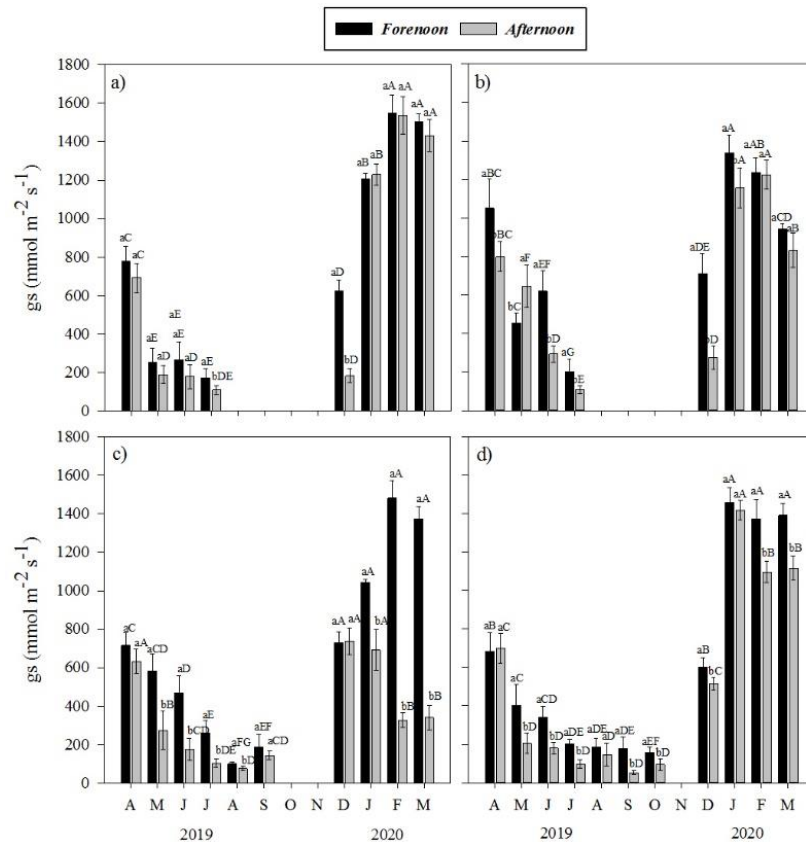


Figura 4 Condutância estomática mensal de espécies lenhosas da Caatinga, semiárido do Brasil, durante o período de abril de 2019 a março de 2020. (a) *Amburana cearensis*; (b) *Commiphora leptophloeos*; (c) *Bauhinia cheilantha*; (d) *Cenostigma pyramidale*. Letras minúsculas comparam os horários do dia; letras maiúsculas comparam entre meses. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas.

Com relação ao potencial hídrico, as espécies BDM apresentaram potencial hídrico relativamente alto durante todo o ano, não ultrapassando -2,7 Mpa (Figura 5). Por outro lado, as espécies ADM apresentaram valores relativamente menores de potencial hídrico ao longo do ano, podendo ultrapassar valores abaixo de -6 Mpa nos meses mais secos (setembro e outubro) (Figuras 1 e 5). Em comparação entre os períodos do dia (*predawn* e *Midday*), as espécies BDM diferiram estatisticamente, entretanto com uma variação menor, quando comparada com espécies ADM, as quais tiveram uma variação de maior amplitude (Figura 5).

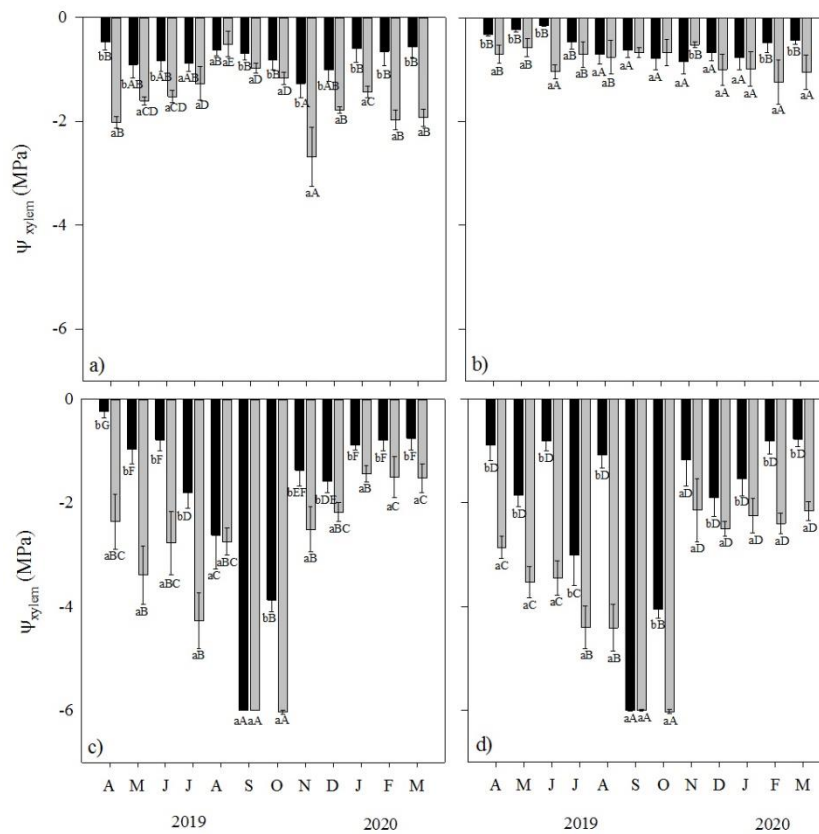


Figura 5 Potencial hídrico xilema de ramos, medido mensalmente durante o período de abril de 2019 a março de 2020. (a) *Amburana cearensis*; (b) *Commiphora leptophloeos*; (c) *Bauhinia cheilantha*; (d) *Cenostigma pyramidale*. Ψ_{xylem} = potencial hídrico do xilema. Letras minúsculas comparam os horários do dia; letras maiúsculas comparam entre meses. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas.

Os teores de clorofila de espécies BDM mantiveram-se estáveis ao longo do ano, apresentando os menores teores no período de maior intensidade de produção de folhas e início das chuvas (Figura 1, 3 e 6). As espécies ADM manifestam níveis oscilantes durante o ano, com decline no início da estação seca e valores elevados no período chuvoso, especialmente em *C. pyramidale* (Figura 1 e 6). Os teores de clorofilas laboratoriais comparados aos obtidos pelo ClorofiLOG, apresentaram uma forte correlação (Figura 6 - e).

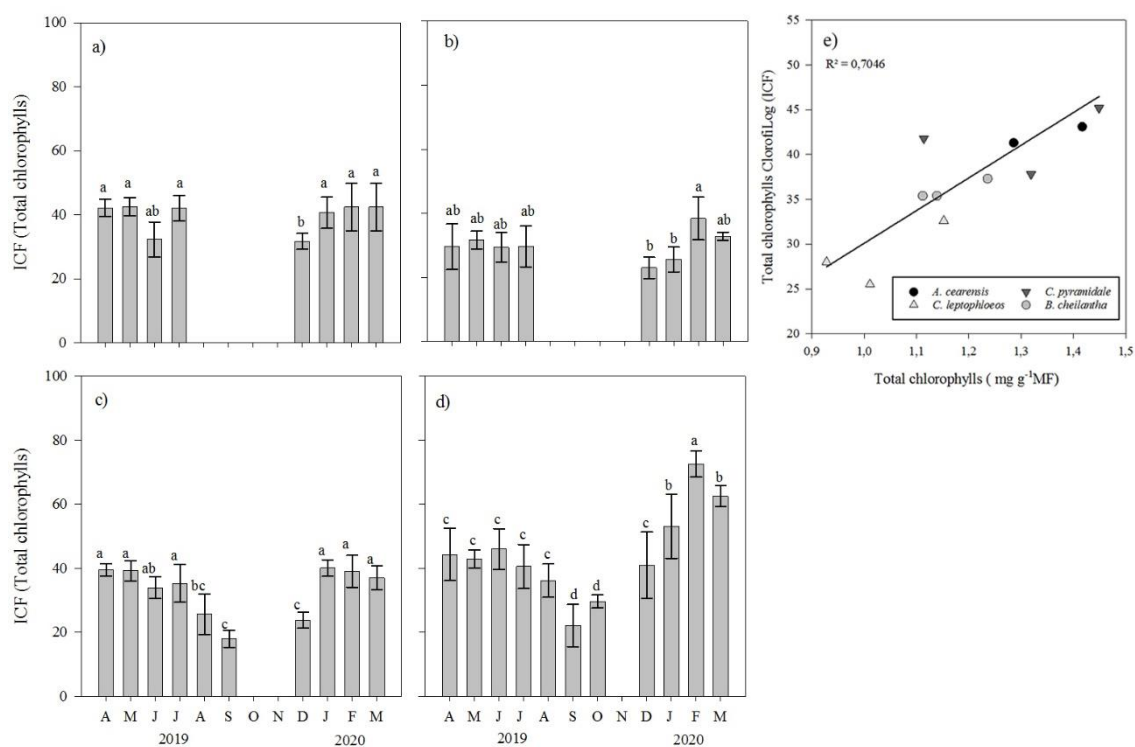


Figura 6 Estimativa do teor de clorofila (índice de clorofila *Falker* - ICF) medidos mensalmente durante o período de abril de 2019 a março de 2020. (a) *Amburana cearensis*; (b) *Commiphora leptophloeos*; (c) *Bauhinia cheilantha*; (d) *Cenostigma pyramidale*. (e) Regressão linear entre ICF e clorofilas totais (mg g⁻¹ MF). Letras diferentes indicam diferenças estatísticas.

7.2. Propriedades hidráulicas e anatômicas

A condutividade hidráulica (ramo) e densidade estomática apresentaram um comportamento antagônicos em espécies BDM e ADM (Figura 7 - a). Em espécies BDM apresentaram uma maior condutividade hidráulica e uma maior densidade estomática, por outro lado, espécies ADM apresentaram menor densidade estomática e uma menor condutividade hidráulica. Espécies BDM apresentaram potencial de condutividade hidráulica 66,78% maior em relação as ADM, além de uma proporção 24,81% maior de estômatos por mm² (Figura 7). A regressão linear mostrou uma forte relação entre a condutividade hidráulica (Kp) e densidade estomática (Figura 8 - a). A relação entre densidade da madeira e condutividade hidráulica de espécies BDM, apresentou uma relação negativa, pois a medida que os valores de densidade de madeira são menores, a condutividade hidráulica é maior (Figura 8 - b). A regressão linear mostrou uma relação inversa entre a densidade da madeira e condutividade hidráulica (Figura 8 -b).

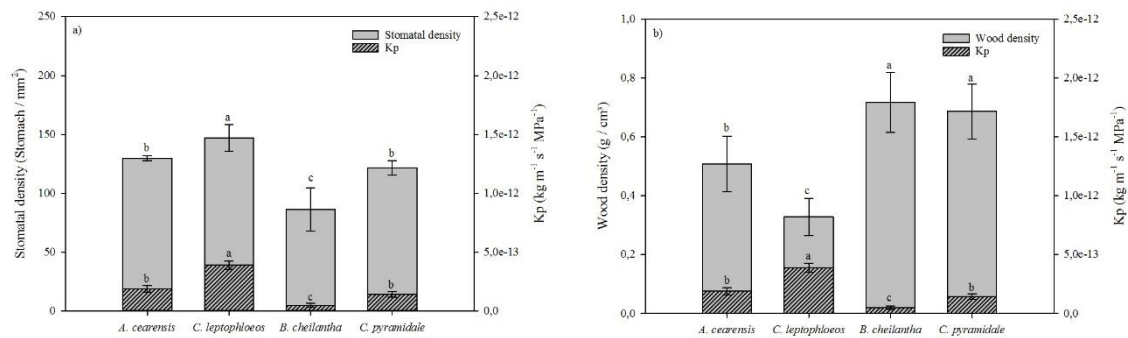


Figura 7 Densidade estomática (a), densidade de madeira (b) e condutividade hidráulica potencial (Kp) de espécies lenhosas da caatinga, semiárido do Brasil. Letras diferentes representam diferença estatística entre as espécies ($P \leq 0,05$).

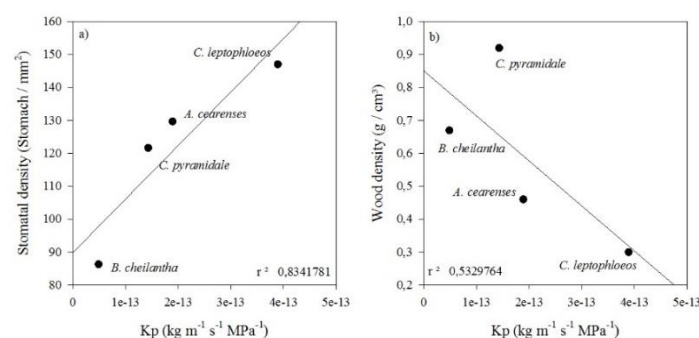


Figura 8 Análise de regressão entre densidade de madeira e densidade estomática de espécies lenhosas da caatinga em função da condutividade hidráulica potencial (Kp). Dados coletados em março 2019.

As características anatômicas do ramo influenciaram nos índices de vulnerabilidade do xilema em espécies BDM e ADM. As espécies BDM apresentaram os maiores índices de vulnerabilidade, além de apresentar vasos mais largos, ao contrário das espécies ADM, que apresentaram vasos de menor lúmen e um menor índice de vulnerabilidade (Figura 9 - a). Os dados mostram que os ramos de espécies BDM são 54,18% mais vulneráveis a falhas hidráulicas do que espécies ADM (Figura 9 - a).

O índice de vulnerabilidade no xilema foliar foi diferente entre as espécies, porém não entre os grupos de alta e baixa densidade (Figura 9 - b). *A. cearensis*, *C. leptophloeos* e *B. cheilantha* apresentaram valores semelhantes e elevados, evidenciando pela maior vulnerabilidade no sistema hidráulico, enquanto que em folhas de *C. pyramidale* a vulnerabilidade foi 64,89% menor do que as outras espécies (Figura 9 - b). A vulnerabilidade do xilema foliar, neste caso, foi influenciada pela relação entre a densidade de vasos e o diâmetro do lúmen, pois em folhas de *C. pyramidale* a densidade

de vasos xilemáticos é aproximadamente três vezes maior do que as outras espécies (Figura 9 - b).

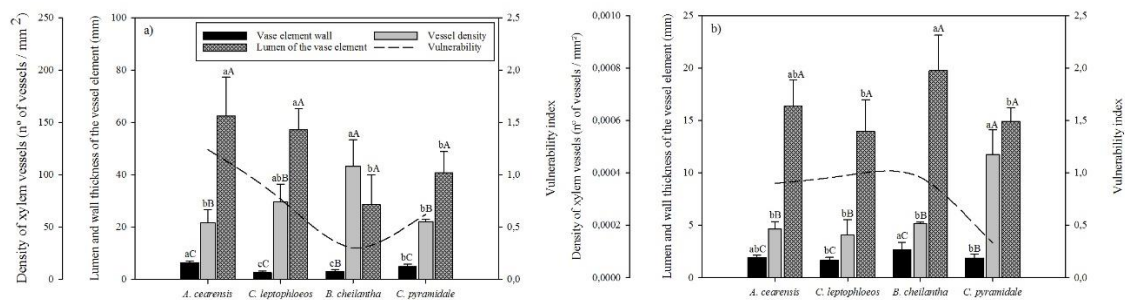


Figura 9 Índice de vulnerabilidade e características anatômicas de ramos (a) e folhas (b) de espécies lenhosas da Caatinga, semiárido do Brasil. Letras maiúsculas representam variação estatística entre as variáveis anatômicas e minúsculas entre as espécies ($P \leq 0,05$).

Em relação a anatomia foliar, as espécies BDM também apresentaram uma maior quantidade de drusas (cristais de oxalato de cálcio) próximas a nervura central (Tabela 2), além de apresentar uma dupla camada de parênquima paliçádico em *A. cearenses*. (Figura 10 – A e B). Em *C. leptophloeos* foi observado nitidamente células com indicativo de mucilagem na epiderme da face adaxial da folha, indicando uma possível maior capacidade hidrofílica foliar (Figura 10 - B). Foi observado uma lignificação pouco evidente no xilema das espécies BDM quando comparado com a lignificação da nervura central de espécies ADM (Figura 10 e 11 – A.1 e B1). Foi detectado cutícula apenas da face adaxial (Figura 10 - A.2 e B.2). Apenas em cortes transversais do ramo de *C. leptophloeos* foi observado a presença de tiloses, sendo mais encontradas na região mais interna do ramo (Figura 10 – b.3).

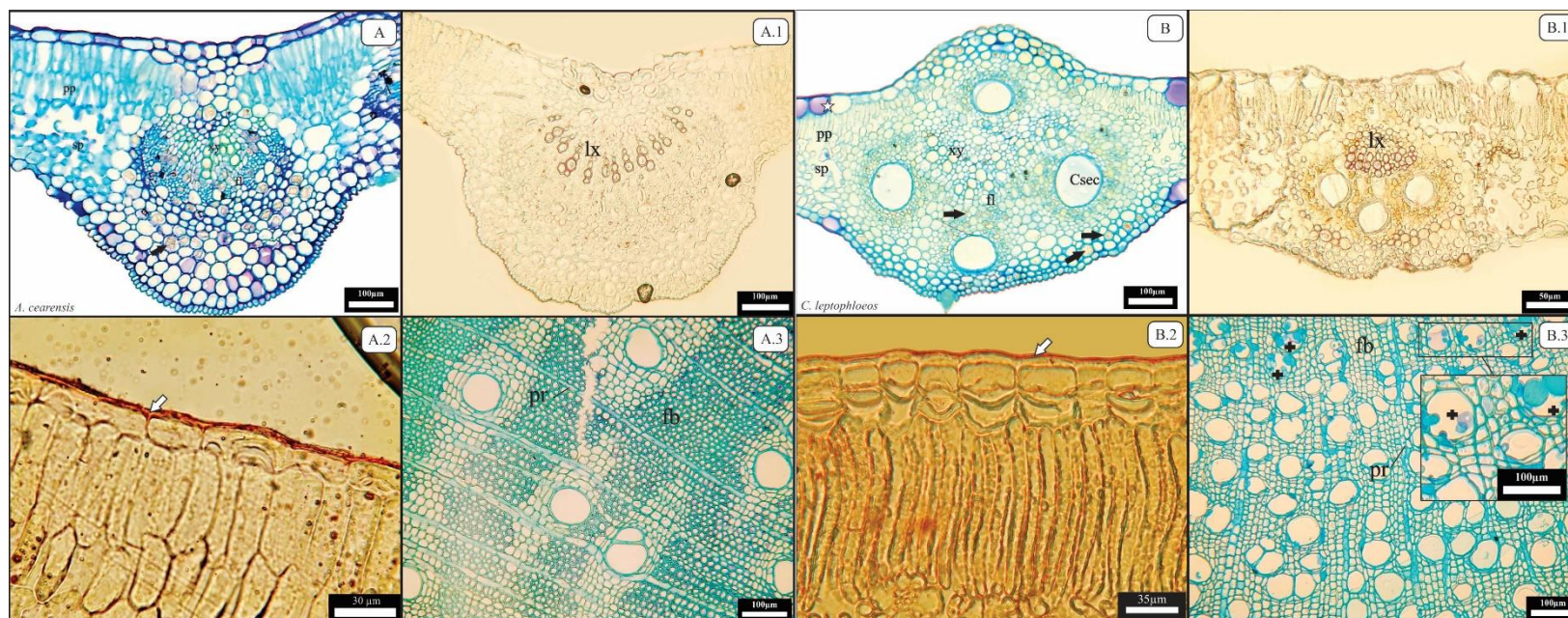


Figura 10 Anatomia de folhas e ramos de espécies lenhosas da caatinga de baixa densidade de madeira (*Amburana cearenses* (A - A.1 – A.2 – A.3); *Commiphora leptophloeos* (B - B.1 – B.2 – B.3)). A e B = Corte transversal da nervura central corado em azul de toluidina. A.1 e B.1 Corte transversal da nervura central corado em floroglucina ácida. A.2 e B.2 Corte transversal do mesofilo corado em Sudan IV. A.3 e B.3 Corte transversal do ramo corado em azul de toluidina. xy=xilema; fl=floema; pp=parênquima paliçádico; sp=parênquima esponjoso; pr=raio parenquimático; fb= fibra; Cruz preta=tilose; lx=xilema lignificado. Seta preta = drusas; seta branca = cutícula.

Em cortes anatômicos de espécies ADM, o número de drusas encontrados na nervura central foi menor (Tabela 2), além de apresentaram uma nervura central com xilema lignificado mais desenvolvido e também uma bainha esclerenquimática em ambas as espécies (Figura 11 – A.1 e B.1). Na bainha esclerenquimática também foi observado o indicativo de fibras gelatinosas no teste feito com azul de toluidina para ambas as espécies ADM

(Figura 11 – A e B). A cutícula em *B. cheilantha* foi a menos evidente, quando comparadas com as outras espécies, sendo corada com mais intensidade envolta de tricomas (Figura 11 – A.2). No corte transversal do ramo de espécies ADM, também é possível a melhor visualização das fibras (Figura 11 – A.3 e B.3)

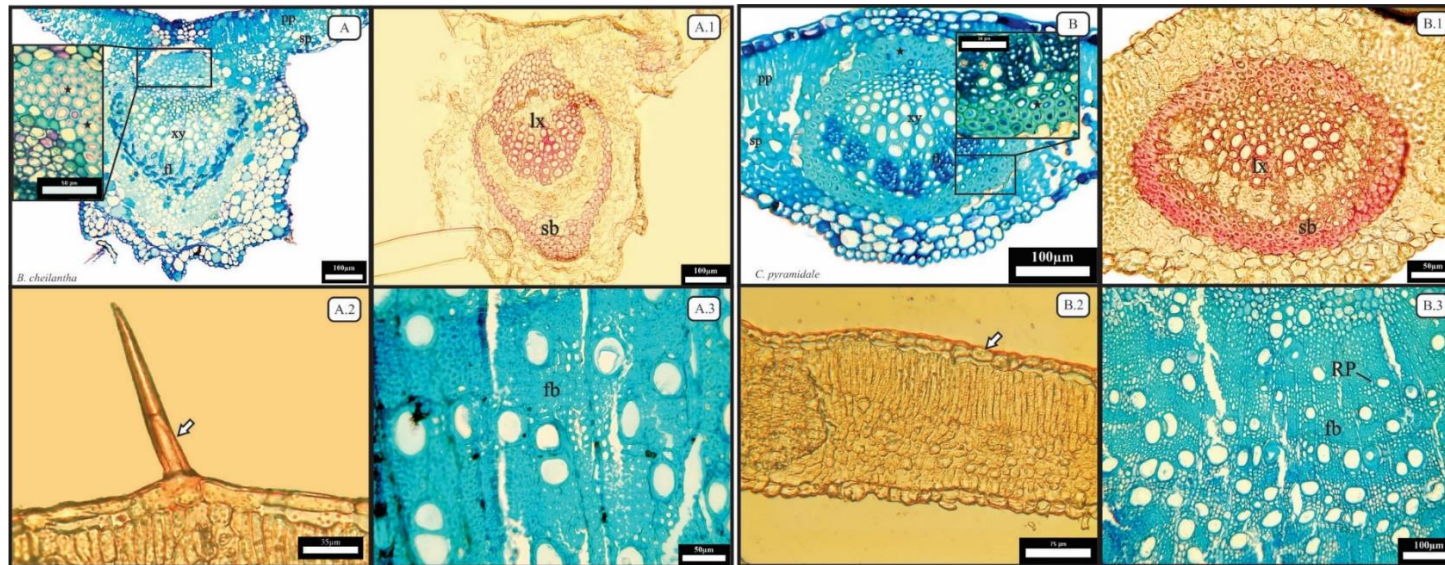


Figura 11 Cortes anatômicos de folhas e ramos de espécies lenhosas da caatinga de alta densidade de madeira (*Bauhinia cheilantha* (A - A.1 – A.2 – A.3); *Cenostigma pyramidale* (B - B.1 – B.2 – B.3)), do semiárido do Brasil. A e B = Corte transversal da nervura central corado em azul de toluidina. A.1 e B.1 Corte transversal da nervura central corado em floroglucina ácida. A.2 e B.2 Corte transversal do mesofilo corado em Sudan IV. A.3 e B.3

Corte transversal do ramo corado em azul de toluidina. xy=xilema; fl=floema; pp=parênquima paliçádico; sp=parênquima esponjoso; pr=ráio parenquimático; lx=xilema lignificado. Seta branca = cutícula; sb=bainha esclerenquimática; estrela preta=fibras gelatinosas.

A maioria dos traços anatômicos de folhas e ramos apresentaram valores maiores nas espécies BDM, como folhas mais espessas quando comparadas as espécies ADM (Tabela 2). Foi observado que as espécies BDM apresentaram elementos de vasos 83,02% mais largos nos ramos do que espécies ADM, variando significativamente entre os grupos de plantas (Tabela 2). As espécies BDM apresentaram um maior investimento é área foliar específica (AFE), além de produzir folhas com parênquima paliçádico 34,27% mais espesso que em plantas ADM (Tabela 2).

Tabela 2 Caracteres morfoanatômicos de folhas e ramos de espécies lenhosas de alta e baixa densidade de madeira, da caatinga, semiárido do Brasil. P. = parênquima; SLA = área foliar específica; N° Drusas MD = N° de Drusas na Nervura central; D. EVf = diâmetro do elemento vaso foliar; D. EVCc= diâmetro do elemento de vaso do caule. Letras diferentes dentro de cada linha indicam uma diferença significativa entre as espécies ($P \leq 0,05$).

Traços	Alta densidade		Baixa densidade	
	<i>B. cheilantha</i>	<i>C. pyramidale</i>	<i>A. cearenses</i>	<i>C. leptophloeos</i>
Mesofilo (μm)	98,106 b	119,906 b	160,034 a	164,342 a
Face adaxial (μm)	14,956 b	17,205 b	18,324 b	39,172 a
Face abaxial (μm)	10,917 b	11,908 b	15,23 b	20,3 a
P. paliçádico (μm)	57,230 b	57,930 b	86,734 a	88,480 a
P. esponjoso (μm)	41,109 b	63,684 a	70,206 a	81,286 a
SLA (cm^2 / g)	102,194 b	89,392 b	135,620 a	140,586 a
N° Drusas MD	3,4 c	7,6 c	51,2 a	29,4 b
D. EVf	19,744 a	14,876 b	16,374 ab	13,96 b
D. EVc	28,758 b	37,828 b	62,426 a	59,444 a

A análise de componentes principais mostrou que as espécies BDM apresentaram atributos foliares antagônicos em relação às espécies de ADM (Figura 12). Os eixos da PCA explicaram 72,5% da variância dos dados analisados. O primeiro eixo representou 51,2 % da variância, no qual os índices de vulnerabilidade, diâmetro médio do vaso, densidade estomática e condutividade hidráulica estão relacionados ao grupo de espécies BDM (Figura 12). No segundo eixo as variáveis explicaram 20,4% da variância. Esses resultados indicam que variáveis espessura da parede do elemento de vaso foliar e densidade de vasos do ramo estão fortemente relacionados a plantas ADM (Figura 12).

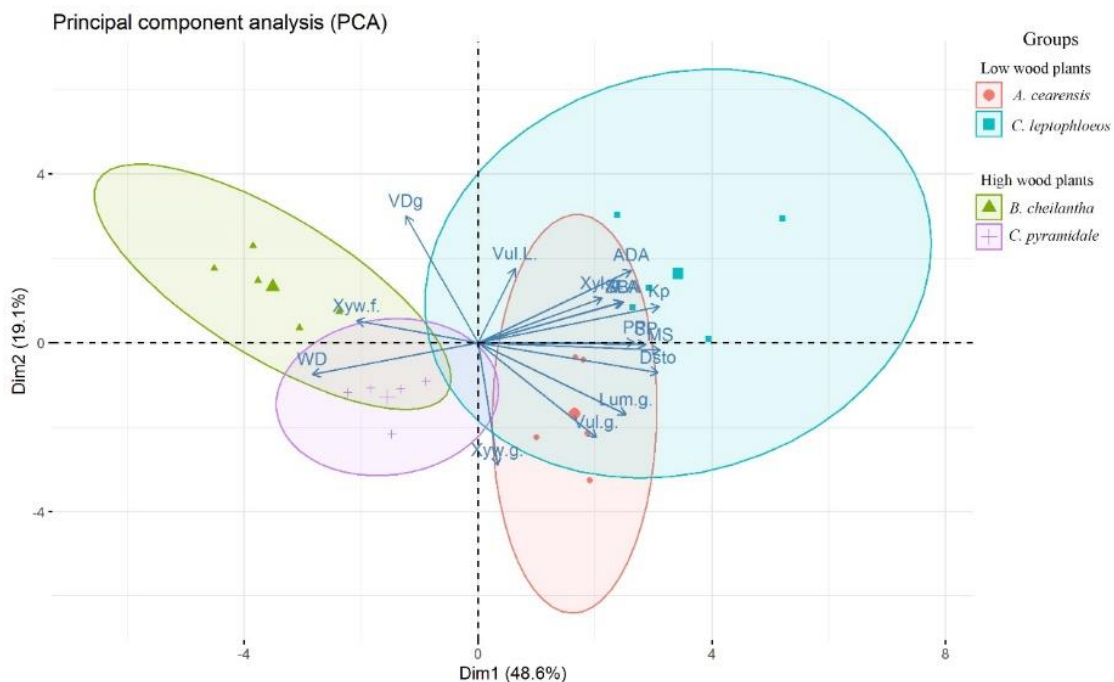


Figura 12 Análise de componentes principais separadas em grupos de espécies de alta e baixa densidade de madeira. Kp= condutividade hidráulica potencial; VDg = densidade de vasos no ramo; Xyw.g.= Espessura da parede do elemento de vaso; Xyl.g.=Comprimento do elemento de vasos no ramo; Lum.g.= diâmetro médio do lúmen do xilema do ramo; Wyw.f.=Espessura da parede do elemento de vaso foliar; ADA = Espessura da face adaxial; ABA = Espessura da face abaxial; PP = Parênquima paliçádico; SP = Parênquima esponjoso; MS = mesofilo; Dsto = Densidade estomática; WD = Densidade da madeira; Vul.g. = Índice de vulnerabilidade do ramo; Vul.f. = Índice de vulnerabilidade foliar; SLA = Área foliar específica.

8. DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram que espécies BDM e ADM apresentaram diferentes estratégias de resistência e prevenção à seca, sendo essas estratégias o resultado de inter-relações entre a densidade de madeira e a fenologia, anatomia, fisiologia. A queda foliar das espécies BDM, antes do período seco, favoreceu a um potencial hídrico constante e

elevado durante todo o ano, entretanto, essa condição também pode estar relacionada a alta capacidade de armazenamento de água de espécies BDM (OLIVEIRA et al., 2015). Além disso, em compensação de sua menor longevidade foliar, as espécies BDM possuem uma arquitetura hidráulica mais eficiente no transporte de água, assim como, uma maior densidade estomática, o que dá condição para uma maior condutância estomática e consequentemente uma maximização da síntese fotoassimilados antes da época seca (SANTIAGO et al., 2004).

A menor condutividade hidráulica potencial das espécies ADM, assim como sua densidade estomática, sugere uma menor condutância estomática e menor taxa fotossintética (ZHANG et al., 2020). Entretanto, a maior longevidade das folhas de espécies ADM pode proporcionar um maior tempo durante o ano para realização trocas gasosas, compensando sua baixa aptidão transpiratória (FU et al., 2012). Além disso, as espécies ADM foram menos sensíveis as variações de potencial hídrico entre períodos do o dia, ao longo do ano, sendo esse comportamento geralmente associado a plantas anisohídricas (FU et al., 2019). Dessa maneira, a partir do indicativo da predominância de comportamento anisohídrico junto a arquitetura hidráulica de espécies ADM, a chance de cavitação dos vasos condutores é menor, pois em função da menor vulnerabilidade hidráulica do sistema condutor e controle estomático, as espécies ADM podem resistir menor aos efeitos da seca (LONGUI et al., 2018; MEINZER et al., 2009).

Em espécies BDM, geralmente, as taxa fotossintéticas são mais elevadas, como estratégia para otimizar o curto tempo de vida foliar destas plantas (FU et al., 2012). Entretanto, os efeitos deletérios da seca podem acarretar em decréscimo das taxas fotossintéticas em situações de restrição hídrica, como na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e degradação de clorofilas (KUMAR et al., 2014; MOLES et al., 2018). Dessa forma, a manutenção do potencial hídrico elevado minimiza os efeitos da seca e evita a degradação das clorofilas, as quais são essenciais na produção de fotoassimilados antes da seca. Além disso, estas plantas apresentam folhas potencialmente mais hidrofílicas por conta da presença de mucilagem próximo a face adaxial, diminuindo os efeitos da seca nas folhas (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003; SOMAVILLA; KOLB; ROSSATTO, 2014). Adicionalmente, as espécies BDM apresentaram maior quantidade de drusas na nervura central, indicando maior quantidade de íons de cálcio disponível para reabsorção, o qual influencia diretamente processos de abertura estomática, podendo influenciar na dinâmicas das trocas gasosas (GABERŠČIK et al., 2020). Por outro lado, folhas de espécies ADM ficaram expostas as condições de

seca por mais tempo, o que ficou evidente pela degradação das clorofilas a medida que as chuvas estavam mais escassas, o qual pode ter impacto direto no desempenho fotossintético da planta (KUMAR et al., 2014).

As propriedades anatômicas e hidráulicas de espécies BDM favoreceram o armazenamento de água e a manutenção potencial do hídrico elevados. Entretanto, a presença de vasos largos e paredes delgadas favorecem a condutividade hidráulica em detrimento da sua segurança, tornando as espécies BDM mais susceptíveis a cavitação (JANSSEN et al., 2020). Além disso, a presença de tiloses no xilema dos ramos de *C. leptophloeos* contribui na obstrução do vaso, o que dificulta a passagem de água, levando a embolia do vaso, esses efeitos podem estar relacionados ao colapso da parede da célula condutora causado pela cavitação (COSMO; KUNIYOSHI; BOTOSSO, 2010; PÉREZ-DE-LIS et al., 2018).

O vasos mais estreitos de espécies ADM tem relação com o fluxo da água dentro da planta, promovendo uma maior resistência a passagem de água, assim como evidenciado pela sua menor condutividade hidráulica potencial, porém com maior segurança mecânica (HÖLTTÄ et al., 2009; SAVI et al., 2017). Essa maior segurança hidráulica favorece absorção de água em condições de estresse hídrico pois, o potencial hídrico negativo das espécies ADM pode maximizar a exploração da água do solo com menor probabilidade de cavitação (BORCHERT; POCKMAN, 2005). Entretanto, essa condição expõe as plantas a tensões mais elevadas no xilema e maior risco a falha hidráulica (ZHU et al., 2016). Trabalhos mostram que espécies ADM resistem melhor a tensões elevadas no xilema sem danos aos vasos condutores, apresentando um valor de P_{50} (perda de 50% da condutividade hidráulica) mais negativo que em plantas BDM (FU et al., 2012; SAVI et al., 2019; SCHUMANN; LEUSCHNER; SCHULDT, 2019). Estudos sobre espécies ADM sugerem que a resistência a falhas do sistema hidráulico estão relacionados a manutenção dos processos fisiológicos da fotossíntese e no desempenho das plantas ao estresse hídrico (GREENWOOD et al., 2017).

Por outro lado, a maior capacidade de armazenamento de água das espécies BDM dá o indicativo de uma maior capacitância celular, a qual ajuda manter seu potencial hídrico elevado (HÖLTTÄ et al., 2009; LIMA et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2015; POORTER et al., 2019). Além disso, a água armazenada em virtude do potencial de capacitância das células de espécies BDM ajudaria a planta a diminuir a necessidade de fluxo de água (solo-planta-atmosfera), minimizando a tensão nos vasos do xilema (GLEASON et al.,

2016; JANSSEN et al., 2020). É possível que essa estratégia de prevenção a seca, como a armazenamento de água das espécies BDM, explique o uso dos recursos hídricos armazenados para produzir novas folhas e flores antes do fim da estação seca (LIMA et al., 2012).

O evidente conjunto de células esclerenquimáticas presentes em folhas de espécies ADM, que circundam a área de feixes vasculares, podem conferir uma maior resistência mecânica a desidratação e maior segurança hidráulica. Esse mesmo arranjo celular é geralmente observado em plantas xerófitas resistentes a desidratação, atuando como uma forma de proteção dos feixes vasculares (RODRIGUEZ; MAITI, 2016). A presença dessas células esclerificadas representa um maior investimento na resistência foliar, podendo ser associado a maior longevidade foliar, assim como a uma menor área foliar específica (AFE) (PIVA et al., 2020). Isso sugere uma arquitetura hidráulica foliar potencialmente mais resistente, a qual favorece a manutenção de seus processos fisiológicos, apesar da restrição hídrica (LIMA et al., 2018).

9. CONCLUSÕES

Estes resultados indicam que as estratégias de segurança hidráulica variaram em relação a características fenológicas, fisiológicas e anatômicas para espécies de alta e baixa densidade de madeira, confirmando a hipótese de que a inter-relação de dessas características configuram diferentes estratégias de tolerância e que os mesmos divergem entre os grupos funcionais. A partir dessas análises, e tendo em vista o aumento da temperatura e períodos de estiagem mais prolongados, devido aos efeitos das mudanças climática, acredita-se que as plantas de alta densidade de madeira seriam mais tolerantes e resistiriam melhor ao estresse, quando comparada as de baixa densidade de madeira. Estas espécies, por sua vez, apresentaram características preventivas à seca, entretanto, em condições de secas extremas poderiam danificar seu sistema hidráulico, pois seu sistema condutor não suportaria uma elevada tensão sem cavitatar seus vasos, e poderia causar a morte das plantas. Esta situação pode ainda ser mais grave a nível de comunidade e ecossistema, tendo em vista que muitas espécies de baixa densidade de madeira florescem durante a estação seca (LIMA et al., 2012).

10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES DE AZEREDO, R. M. et al. Effect of expansion time and sunlight radiation on

- the functional and anatomical traits of mango tree leaves. **Revista Agrogeoambiental**, v. 9, n. 4, p. 69–81, 2018.
- BEECKMAN, H. WOOD ANATOMY and TRAIT-BASED ECOLOGY. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 127–151, 2016.
- BERTOLLI, S. C.; SOUZA, J. DE; SOUZA, G. M. Caracterização Fotossintética Da Espécie Isohídrica Pata-De-Elefante Em Condições De Deficiência Hídrica. **Revista Caatinga**, v. 28, n. 3, p. 196–205, 2015.
- BORCHERT, R.; POCKMAN, W. T. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. **Tree Physiology**, v. 25, n. 4, p. 457–466, 2005.
- CARLQUIST, S. Ecological Factors in Wood Evolution: a Floristic Approach. **American Journal of Botany**, v. 64, n. 7, p. 887–896, 1977.
- CARVALHO, D.; BARBOSA, D. A. Barbosa et al. 1989 fenologia. v. 3, n. 2, p. 109–117, 1989.
- CARVALHO, E. C. D. et al. Hydraulic architecture of lianas in a semiarid climate: Efficiency or safety? **Acta Botanica Brasilica**, v. 29, n. 2, p. 198–206, 2015.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003.
- COSMO, N. L.; KUNIYOSHI, Y. S.; BOTOSSO, P. C. Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 747–755, 2010.
- CROUS, C. J.; MALAN, F. S.; WINGFIELD, M. J. Securing African forests for future drier climates: applying ecophysiology in tree improvement. **Southern Forests**, v. 78, n. 4, p. 241–254, 2016.
- DANUSER, G. Photogrammetric calibration of a stereo light microscope. **Journal of Microscopy**, v. 193, n. 1, p. 62–83, 1999.
- DE MICCO, V. et al. Are wood fibres as sensitive to environmental conditions as vessels in tree rings with intra-annual density fluctuations (IADFs) in Mediterranean species? **Trees**, v. 30, n. 3, p. 971–983, 2016.
- DE MICCO, V.; ARONNE, G. Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought. **Plant Responses to Drought Stress**, p. 37–61, 2012.
- DE SOUZA, B. C. et al. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguesia**, v. 66, n. 1, p. 21–32, 2015.
- DIETRICH, L. et al. Losing half the conductive area hardly impacts the water status of mature trees. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–9, 2018.
- DÓRIA, L. C. et al. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 224, p. 244–251, 2016.
- FERREIRA, E. B.; CAVALCANTI, P. P.; NOGUEIRA, D. A. ExpDes: An R Package

- for ANOVA and Experimental Designs. **Applied Mathematics**, v. 05, n. 19, p. 2952–2958, 2014.
- FISHER, J. B.; BLANCO, M. A. Gelatinous fibers and variant secondary growth related to stem undulation and contraction in a monkey ladder vine, *Bauhinia glabra* (Fabaceae). **American Journal of Botany**, v. 101, n. 4, p. 608–616, 2014.
- FOURNIER. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles Pdf. **Turrialba**, 1974.
- FU, P. L. et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 189–199, 2012.
- FU, X. et al. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. **Plant Cell and Environment**, v. 42, n. 7, p. 2245–2258, 2019.
- GABERŠČIK, A. et al. Water shortage strongly alters formation of calcium oxalate druse crystals and leaf traits in *fagopyrum esculentum*. **Plants**, v. 9, n. 7, p. 1–19, 2020.
- GLEASON, S. M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123–136, 2016.
- GREENWOOD, S. et al. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, v. 20, n. 4, p. 539–553, 2017.
- HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. **Functional and ecological xylem anatomy Perspectives in Plant Ecology**. [s.l.: s.n.]. Disponível em: <<http://www.urbanfischer.de/journals/ppees>>.
- HASKINS, E. F. Toluidine Blue: A Simple, Effective Stain for Plant Tissues. **The American Biology Teacher**, v. 44, n. 8, p. 487–489, 1982.
- HOFFMANN, W. A. et al. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. **Global Change Biology**, v. 17, n. 8, p. 2731–2742, 2011.
- HÖLTTÄ, T. et al. Capacitive effect of cavitation in xylem conduits: Results from a dynamic model. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 1, p. 10–21, 2009.
- HUNT, E. R.; RUNNING, S. W.; FEDERER, C. A. Extrapolating plant water flow resistances and capacitances to regional scales. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 54, n. 2–4, p. 169–195, 1991.
- JACOBSEN, A. L. et al. Comparative community physiology: Nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. **New Phytologist**, v. 180, n. 1, p. 100–113, 2008.
- JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 2, p. 409–419, 2009.
- JANSSEN, T. A. J. et al. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and

- axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. **Plant Cell and Environment**, v. 43, n. 4, p. 965–980, 2020.
- JOHANSEN, D. A. PLANT MICROTECHNIQUE. p. 523, 1940.
- JOHNSON, D. M. et al. Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. **Functional Ecology**, v. 32, n. 4, p. 894–903, 2018.
- KUMAR, M. et al. Over-expression of dehydrin gene, OsDhn1, improves drought and salt stress tolerance through scavenging of reactive oxygen species in rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Plant Biology**, v. 57, n. 6, p. 383–393, 2014.
- KÜPPERS, M. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow : II. Stomatal responses, water use, and hydraulic conductivity in the root/leaf pathway. **Oecologia**, v. 64, n. 3, p. 344–354, nov. 1984.
- LIMA, A. L. A. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees - Structure and Function**, v. 26, n. 5, p. 1605–1616, 2012.
- LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 11, p. 1363–1373, 2010.
- LIMA, R. S.; DE OLIVEIRA, P. L.; RODRIGUES, L. R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, n. 2, p. 361–374, 2009.
- LIMA, T. R. A. et al. Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. **New Phytologist**, v. 219, n. 4, p. 1252–1262, 2018.
- LONGUI, E. L. et al. Anatomical investigation of root, stem and branch wood in 10-year-old *Inga laurina* in the context of anatomical adaptation to hydraulic and mechanical stresses. **Anales de Biología**, n. 40, p. 31–39, 2018.
- MARKESTEIJN, L. et al. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 1, p. 137–148, 2011a.
- MARKESTEIJN, L. et al. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**, v. 191, n. 2, p. 480–495, 2011b.
- MEINZER, F. C. et al. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. **Tree Physiology**, v. 28, n. 11, p. 1609–1617, 2008.
- MEINZER, F. C. et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. **Functional Ecology**, v. 23, n. 5, p. 922–930, 2009.
- MEINZER, F. C. et al. Mapping 'hydroscares' along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. **Ecology Letters**, v. 19, n. 11, p. 1343–1352, 2016.

- MEIRA, R. M. S. A.; MARTINS, F. M. Inclusão de material herborizado em metacrilato para estudos de anatomia vegetal. **Revista Árvore**, v. 27, n. 1, p. 109–112, 2003.
- MENCUCCINI, M. et al. Leaf economics and plant hydraulics drive leaf: wood area ratios. **New Phytologist**, v. 224, n. 4, p. 1544–1556, 2019.
- MOLES, T. M. et al. Drought induced changes of leaf-to-root relationships in two tomato genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 128, n. April, p. 24–31, 2018.
- NADAL, M.; FLEXAS, J.; GULÍAS, J. Possible link between photosynthesis and leaf modulus of elasticity among vascular plants: a new player in leaf traits relationships? **Ecology Letters**, v. 21, n. 9, p. 1372–1379, 2018.
- NOLAN, R. H. et al. Divergence in plant water-use strategies in semiarid woody species. **Functional Plant Biology**, v. 44, n. 11, p. 1134–1146, 2017.
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 4, p. 505–512, 2003.
- OKELLO, J. A. et al. Hydraulic conductivity and xylem structure of partially buried mangrove tree species. **Plant and Soil**, v. 417, n. 1–2, p. 141–154, 2017.
- OLIVEIRA, C. C. et al. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, v. 40, n. 1, p. 40–49, 2015.
- OLIVEIRA, R. S. et al. Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 65–82, 2014.
- ONODA, Y. et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. **New Phytologist**, v. 214, n. 4, p. 1447–1463, 2017.
- OSCAR, R.; ROSSIELLO, P.; RIBEIRO, R. C. Um novo clorofilômetro para estimar os teores de clorofila em folhas do capim Tifton 85 A new chlorophyll meter to estimate chlorophyll contents in leaves of Tifton 85 bermudagrass. **Ciência Rural**, v. 42, n. 12, p. 2242–2245, 2012.
- PÉREZ-DE-LIS, G. et al. Do ring-porous oaks prioritize earlywood vessel efficiency over safety? Environmental effects on vessel diameter and tyloses formation. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 248, n. September 2017, p. 205–214, 2018.
- PÉREZ; HARGUINDEGUY;; DÍAZ S, G. E. ET AL. Corrigendum: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (Australian Journal of Botany (2013) 61:3 (167-234) DOI: 10.1071/BT12225). **Australian Journal of Botany**, v. 64, n. 8, p. 715–716, 2016.
- PIVA, T. C. et al. Variations in the architecture and histochemistry of the gelatinous fibers in *Eriosema* (DC.) Desv. (Leguminosae) species from the Brazilian Cerrado. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 268, n. November 2019, p. 151624, 2020.
- PIVA, T. C.; MACHADO, S. R.; SCREMIN-DIAS, E. Anatomical and ultrastructural studies on gelatinous fibers in the organs of non-woody xerophytic and hydrophytic species. **Botany**, v. 97, n. 10, p. 529–536, 2019.

POORTER, L. et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nature Ecology and Evolution**, v. 3, n. 6, p. 928–934, 2019.

RAMÍREZ, J. A.; CAVENDER, J. Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). **Tree physiology**, v. 37, n. 7, p. 889–901, 2017.

REDHA, A. et al. Leaf Traits and Histochemistry of Trichomes of *Conocarpus lancifolius* a Combretaceae in Semi-Arid Conditions. **American Journal of Plant Sciences**, v. 02, n. 02, p. 165–174, 2011.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

RITCHIE, G. A.; HINCKLEY, T. M. The Pressure Chamber as an Instrument for Ecological Research. **Advances in Ecological Research**, v. 9, n. C, p. 165–254, 1975.

ROCHA, T. G. F. et al. Fenologia da *Copernicia prunifera* (Arecaceae) em uma área de caatinga do Rio Grande do Norte. **Cerne**, v. 21, n. 4, p. 673–682, 2015.

RODRIGUEZ, H.; MAITI, R. Research Advances on Leaf and Wood Anatomy of Woody Species of a Tamaulipan Thorn Scrub Forest and its Significance in Taxonomy and Drought Resistance. **Forest Research: Open Access**, v. 5, n. 3, 2016.

ROSSATTO, D. R.; KOLB, R. M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 605–612, 2010.

SANTIAGO, L. S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543–550, 2004.

SAVI, T. et al. Morpho-anatomical and physiological traits in saplings of drought-tolerant Mediterranean woody species. **Trees - Structure and Function**, v. 31, n. 4, p. 1137–1148, 2017.

SAVI, T. et al. The potential of Mid-Infrared spectroscopy for prediction of wood density and vulnerability to embolism in woody angiosperms. **Tree Physiology**, v. 39, n. 3, p. 503–510, 2019.

SCHUMANN, K.; LEUSCHNER, C.; SCHULDT, B. Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences. **Trees - Structure and Function**, v. 33, n. 5, p. 1475–1490, 2019.

SCOFFONI, C. et al. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. **New Phytologist**, v. 213, n. 3, p. 1076–1092, 2017.

SEGATTO, F. B. et al. A technique for the anatomical study of potato leaf epidermis. **Ciência Rural**, v. 34, n. 5, p. 1597–1601, 2004.

SILVA, E. C. et al. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 2, p. 231–246, 2003.

SOMAVILLA, N. S.; KOLB, R. M.; ROSSATTO, D. R. Leaf anatomical traits

- corroborate the leaf economic spectrum: a case study with deciduous forest tree species. **Revista Brasileira de Botanica**, v. 37, n. 1, p. 69–82, 2014.
- SOUZA, B. C. et al. Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. **Oecologia**, v. 194, n. 1–2, p. 221–236, 2020.
- SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 5, p. 632–645, 2008.
- TYREE, M. T.; EWERS, F. W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, v. 119, n. 3, p. 345–360, 1991.
- VIEIRA, A. J. R.; LISI, C. S. Caatinga Tree Wood Anatomy: Perspectives on Use and Conservation. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 2, 2019.
- WELLBURN, A. R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, n. 3, p. 307–313, 1994.
- YANG, S. J. et al. Strong leaf morphological, anatomical, and physiological responses of a subtropical woody bamboo (*Sinarundinaria nitida*) to contrasting light environments. **Plant Ecology**, v. 215, n. 1, p. 97–109, 2014.
- ZANNE, A. E. et al. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. **Nature**, v. 506, n. 7486, p. 89–92, 2014.
- ZHANG, L. et al. Differences in near isohydric and anisohydric behavior of contrasting poplar hybrids (I-101 (*Populus alba* L.) x 84K (*Populus alba* L. x *Populus glandulosa* Uyeki)) under drought-rehydration treatments. **Forests**, v. 11, n. 4, 2020.
- ZHU, S. D. et al. Are leaves more vulnerable to cavitation than branches? **Functional Ecology**, v. 30, n. 11, p. 1740–1744, 2016.